

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Molekulární biologie a biochemie organismů

Studijní obor: Speciální chemicko-biologické obory



Lucie Štercová

Houby asociované s tlejícím dřevem v temperátních lesích
Fungi associated with decomposing wood in temperate forests

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Petr Baldrian, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 05. 2015

.....
Lucie Štercová

Poděkování:

Děkuji.

Zároveň bych upřímně ráda poděkovala RNDr. Petru Baldrianovi, Ph.D. za cenné rady, trpělivost a vstřícnost při konzultacích a vypracování bakalářské práce.

Abstrakt

Dřevokazné houby jsou důležitou součástí všech lesních ekosystémů. Na jejich činnosti je závislá řada dalších organismů, které využívají látky produkované během tlení dřeva. Enzymy, které dřevo rozkládají, představují pro houby nepostradatelný nástroj při přeměně strukturních látek dřeva, až na vodu a oxid uhličitý. To z nich dělá esenciální součást koloběhu uhlíku v přírodě. Dynamika společenstva hub na tlejícím dřevě je určena spektrem abiotických a biotických faktorů. Variabilita mikroklimatických podmínek, rozdíly ve vlhkosti dřeva a plynném režimu jsou určujícími stresovými faktory, které vymezují přítomnost druhů adaptovaných na takové podmínky. Důležitým faktorem, díky kterému se dá částečně predikovat složení společenstva, je stupeň rozložení dřeva a historie výskytu druhů na daném substrátu. Dalším ukazatelem, který může částečně vysvětlovat složení společenstva je způsob odumření stromu a typ tlejícího substrátu. Vývoj společenstva navazuje od primárních kolonizátorů, s vysokou tolerancí k nepříznivým podmínkám, přes sekundární kolonizátory, kteří mají schopnosti získat substrát nad primárními kolonizátory, ale vyžadují stabilnější mikroklimatické podmínky, až po pozdní kolonizátory, kteří jsou adaptovaní na stresové faktory v podobě nedostatku živin.

Klíčová slova :

Houby, tlející dřevo, hniloba, ekologie, sukcese

Abstract

Wood decaying fungi are an essential part of all forest ecosystems. On their functioning depends a number of other organisms which use substances produced during decay of wood. Enzymes that degrade wood represent indispensable tool for fungi in converting structural compounds of wood to water and carbon dioxide. That makes them an essential part of the carbon cycle in nature. The dynamic of fungal communities on decaying wood is determined by a range of abiotic and biotic factors. The variability of microclimatic conditions, differences in the wood humidity and a gaseous mode are identifying stress factors which define the presence of species adapted to those conditions. An important factor, with which we can partially predict community composition, is the degree of decomposition of wood and the history of a species on the substrate. Another indicator, which may partly explain the composition of the community is a way of dying of a tree and a type of decaying substrate. Often, the development of a community follows from the primary colonizers, with high tolerance to unfavorable conditions, through the secondary colonizers, which have the ability to obtain the substrate over primary colonizers, but require more stable microclimatic conditions, to late colonizers, who are adapted to stress factors as lack of nutrients.

Key words :

Fungi, decaying wood, rot, ecology, succession

Obsah

Abstrakt.....	iv
Obsah.....	v
Seznam použitých zkratk	vi
1. Úvod	1
2. Složení dřeva	2
2.1 Hlavní biopolymery dřeva.....	3
2.1.1 Celulóza	3
2.1.2 Hemicelulóza	4
2.1.3 Pektin.....	4
2.1.4 Lignin	4
3. Organismy rozkládající dřevo	7
3.1 Houby.....	7
3.1.1 Houby bílé hniloby.....	7
3.1.2 Houby hnědé hniloby	8
3.1.3 Houby měkké hniloby	9
3.2 Další organismy, rozkládající dřevo	10
4. Enzymy	11
4.1 Degradace jednotlivých složek dřeva	11
4.1.1 Degradace celulózy	11
4.1.2 Degradace hemicelulózy	11
4.1.3 Degradace ligninu	12
5. Metody výzkumu.....	14
6. Faktory ovlivňující houbové společenstvo	16
6.1 Abiotické faktory	16
6.2 Biotické faktory	19
6.2.1 Způsoby kolonizace substrátu.....	20
6.2.2 Antagonistické interakce	20
6.2.3 Sukcese na mrtvém dřevě.....	21
7. Závěr	23
Bibliografie	24

Seznam použitých zkratek

CAZ	carbohydrate-active enzymes
CDH	celobiózo-dehydrogenáza
CWD	hrubé dřevo
FWD	drobné dřevo
GLOX	glyoxyl oxidáza
G-podjednotka	guayacylová podjednotka ligninu
H-podjednotka	p-hydroxyfenylová podjednotka ligninu
K-charakteristiky	kombativní charakteristika
LMPO	monooxygenáza
ML	střední lamela
P	primární dřevinná stěna
R-charakteristiky	ruderální charakteristika
S1	první vrstva sekundární dřevinné stěny
S2	druhá vrstva sekundární dřevinné stěny
S3	třetí vrstva sekundární dřevinné stěny
S-charakteristiky	stresu-odolná charakteristika
S-podjednotka	syringylová podjednotka ligninu

1. Úvod

Význam dřevokazných hub, je reflektován velkým zájmem o jejich studium a snahu pochopit procesy, které se odehrávají při tlení dřeva. I přesto, že na těchto houbách byla provedena řada studií, ať již v umělém mikrokosmu laboratorních podmínek, nebo v recentní době čím dál častějších terénních studií, skutečné pochopení interspecifických vztahů a faktorů, ovlivňujících vlastnosti houbové komunity, stále uniká.

Mrtvé dřevo je jedním z nejdůležitějších subtrátů v lesních ekosystémech. Poskytuje habitat a útočiště komunitě hub, hmyzu, lišejníků, mechů, ptáků a malých savců (Harmon et al. 1986; Siitonen 2001), a je důležitým zdrojem uhlíku a dusíku. Hlavní roli v procesu jeho degradace hrají houby, které jsou schopny produkovat extracelulární enzymy, které štěpí složité komponenty dřeva na jednodušší složky, a ty pak slouží jako výživa i pro ostatní organismy (Pérez et al. 2002). Jakýkoliv druh, který je během alespoň části svého životního cyklu, závislý na poškozeném, nebo rozkládajícím se dřevěném materiálu z živého, oslabeného nebo mrtvého stromu, můžeme označit jako saproxylický (Speight 1989). Množství mrtvého dřeva, které nacházíme v přirozených lesích, závisí především na typu lesa, jeho stáří a množství živých stromů. Více mrtvého dřeva nalézáme v horských rezervacích, s delší historií a vyšším počtem žijících stromů, než v nížinnách (Christensen et al. 2005). Kvalita a množství dřevěného substrátu má rozhodující vliv na výskyt ohrožených druhů, proto znalosti získané jeho studiem mohou přispět k jejich zachování v přirozených podmínkách.

V této práci budeme věnovat pozornost především těm houbám, které dokážou využít, nebo modifikovat hlavní strukturní složky dřeva, jako lignocelulóza. Zaměříme se na shrnutí poznatků z recentní literatury, která se zabývá problematikou saproxylických hub. Budeme se snažit odpovědět na otázky, které se pojí s rozkladem dřeva. Rozebereme, jaké mechanismy houby využívají k úspěšné sukcesi na tomto substrátu. Jaké podmínky jsou pro jejich růst ideální. Které abiotické a biotické faktory ovlivňují míru a úspěšnost houbové sukcese. Jaké jsou vztahy mezi jedinci uvnitř i vně společenstva, a jaké mají tyto vztahy vliv na rychlost rozkladu a tedy koloběh živin.

Velká část použité literatury se zabývala výzkumy v boreálních lesích. Tyto poznatky lze aplikovat, do určité míry, i na houby z temperátních lesů (Boddy 2001).

2. Složení dřeva

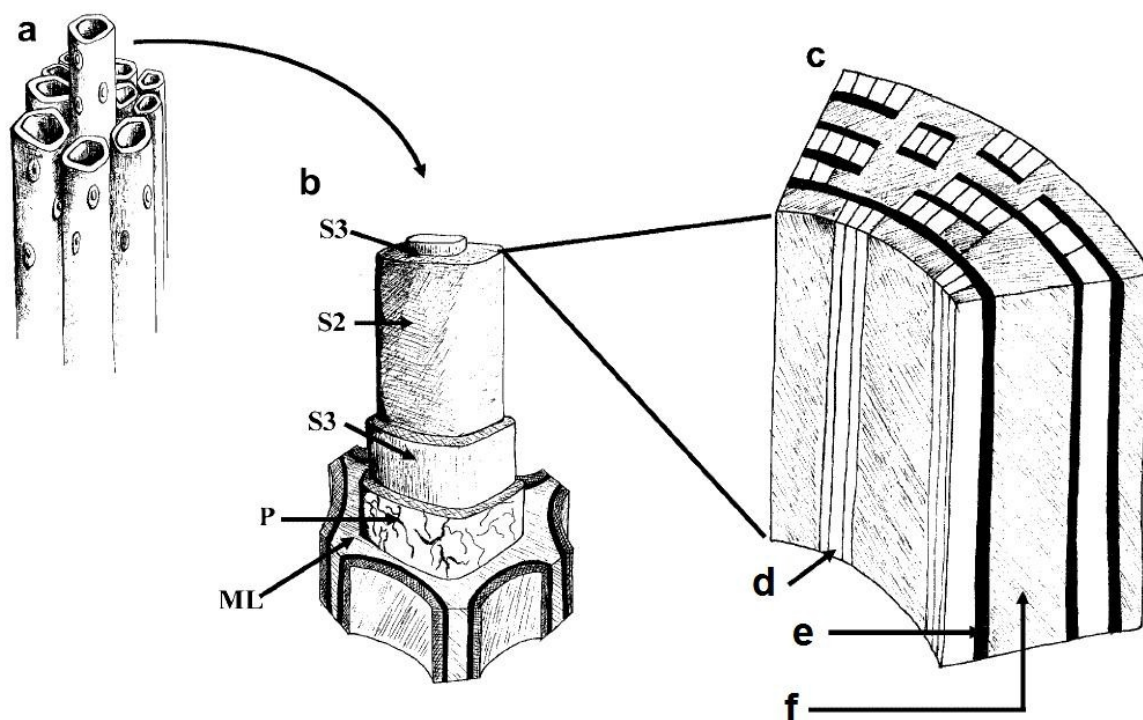
Složení dřeva je sice druhově specifické, ale hlavní stavební složky buněčné stěny jsou shodné. Jsou to polysacharidy celulóza, hemicelulóza, pektin a aromatický heteropolymer lignin, které dohromady zajišťují strukturu a pevnost dřeva a jeho mimořádnou odolnost proti degradaci a mikrobiálnímu útoku (Rytioja et al. 2014). Společně tvoří pevnou matici, která se nazývá lignocelulóza. Je to hlavní složka rostlinných materiálů a je přítomna i v lesní půdě a opadu (Ohm et al. 2014).

Z procentuálního zastoupení jednotlivých složek dřeva můžeme vidět, že se složení liší podle druhu dřeviny (Tabulka 1). Nahosemenné dřeviny mají obvykle vyšší obsah ligninu, než krytosemenné, zatímco množství celulózy je menší u nahosemenných dřevin, než u krytosemenných.

Tabulka 1 Chemické složení dřeva nahosemenných a krytosemenných dřevin. Data převzata z (Rytioja et al. 2014; Sjöström 1993).

Chemické složení (% suché hmotnosti)				
	Celulóza	Hemicelulóza		Lignin
		Manan	Xylan	
Nahosemenné	33-42	10-15	5-11	27-32
Krytosemenné	38-47	2-5	15-30	21-31

Buněčná stěna dřevin je složena ze tří hlavních vrstev (Obrázek 1): střední lamely, primární a sekundární stěny (S1-S3) (Schwarze et al. 2000). Ty se liší především poměrem celulózy k ostatním složkám matrice (ligninu, hemicelulózy a pektinu). Střední lamela je složením chudá na celulózu, ale bohatá na pektin a hemicelulózu, zatímco sekundární vrstva je bohatá na xylan a celulózu (Mellerowicz & Sundberg 2008).



Obrázek 1 – Složení dřevného pletiva – **a** Přilehlé buňky, **b** Vrstvy buněčných stěn, **c** Rozložení ligninu, hemicelulózy a celulózy v sekundární stěně. S1, S2, S3- sekundární stěna, P-primární stěna, ML – střední lamela, **d** Vlákná celulózy, **e** Hemicelulóza, **f** Matrice ligninu a hemicelulózy. Převzato z (Kirk & Cullen 1998; Pérez et al. 2002).

2.1 Hlavní biopolymery dřeva

2.1.1 Celulóza

Celulóza je nejrozšířenější rostlinný polysacharid, který se nachází jak v primární, tak v sekundární buněčné stěně. Tvoří kolem 40% suché složky dřeva (Rytioja et al. 2014). Je tvořený z opakujících se podjednotek D-glukózy spojených β -1,4-vazbou, které tvoří dlouhé lineární řetězce, navzájem spojené vodíkovými můstky a van der Waalsovskými silami (Kolpak & Blackwell 1976). V těchto lineárních řetězcích je každá druhá glukózová podjednotka otočena o 180° . Dvojice invertně otočených glukóz se nazývá celobióza. Díky tomuto pootočení jsou molekuly celulózy vysoce symetrické a snadněji tvoří další chemické vazby. Vytváří tak lineární krystalické mikrofibrily, které jsou základní jednotkou celulózové organizace a určují směr růstu rostliny (Stokland 2012). Hemicelulóza a lignin, které překrývají mikrofibrily, dohromady určují jejich orientaci, která je jiná v každé vrstvě buněčné stěny. Skupiny mikrofibril dohromady tvoří celulózové vlákno. Celulóza se může vyskytovat v krystalické formě (krystalická celulóza), nebo jako neorganizované celulózové

řetězce, které tvoří amorfni celulózu. V tomto uskupení je celulóza náchylnější k enzymatické degradaci (Pérez et al. 2002).

2.1.2 Hemicelulóza

Jako hemicelulóza se označují heterogenní skupiny polysacharidů spojené různými typy vazeb, které nemůžeme přiřadit ani k celulóze, ani k pektinu. Zahrnuje xyloglukany, xylany, manany a glukomanany. Její struktura se značně liší v závislosti na druhu stromu (Scheller & Ulvskov 2010). V jehličnatých stromech je hlavním typem hemicelulózy glukomanan, složený z podjednotek D-glukózy a D-manózy. Dalším typem je xylan, složený z podjednotek D-xylózy. V listnatých stromech je hlavním typem hemicelulózy xylan. Zastoupení hemicelulózy je vyšší v listnatých stromech (15-26%) než v jehličnatých (17-35%) (viz Tabulka 1) (Stokland 2012).

Nejdůležitější biologická role hemicelulózy je tvorba matrix s pektinem, interakce s celulózou v primární stěně a interakce s ligninem v sekundární stěně (Rytioja et al. 2014).

Xylany, xyloglukany a manany tvořící hlavní kostru polysacharidu jsou často větveny dalšími monomery nebo krátkými oligomery sestávajících z D-galaktózy, D-xylózy, L-arabinosy, L-fukózy, D-glukuronové kyseliny, acetátu, ferulové kyseliny a p-kumarové kyseliny (Vries & Visser 2001).

2.1.3 Pektin

Pektiny je strukturně odlišné, komplexní glykosidické sloučeniny, které přispívají k funkci primární stěny, zejména k buněčné adhezi, funkci stomat a obranně. Hlavní kostra lineárních řetězců je složena ze zbytků α -1,4-D-galakturonové kyseliny a obsahuje úseky bohaté na L-ramnózu. Hlavní kostra je větvena postranními řetězci převážně arabidózy, galaktózy a xylózy (Alkorta et al. 1998; Ridley et al. 2001). Pektinové sloučeniny jsou negativně nabitě, acidické, s vysokou molární hmotností a představují hlavní složku primární stěny a střední lamely. Také zajišťují spojení mezi celulózou a hemicelulózou (Caffall & Mohnen 2009). Mezi buňkami se vyskytují ve formě pektátu vápenatého a hořečnatého. Pektinové složky tvoří 0,5-4 % dřevní hmoty (Jayani et al. 2005). Rozlišují se čtyři hlavní typy pektinových sloučenin podle rostoucí metoxylace galaktouronových kyselin: protopektin, pektinové kyseliny, pektininové kyseliny a pektin (Alkorta et al. 1998; Jayani et al. 2005).

2.1.4 Lignin

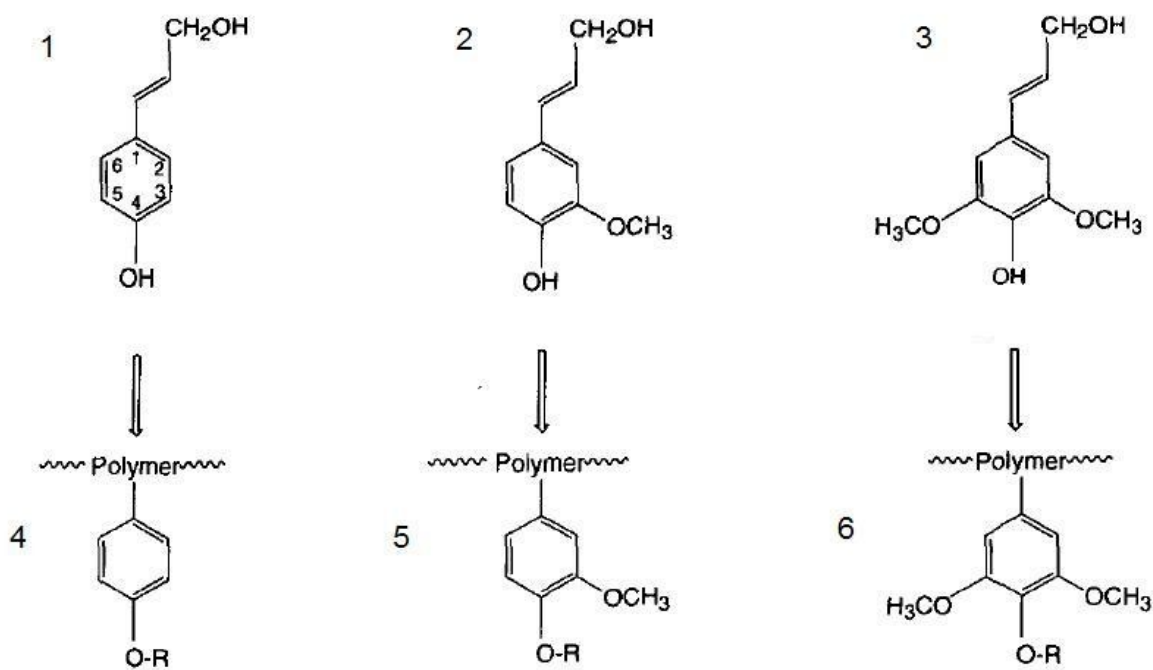
Lignin je heterogenní fenolický polymer, který se převážně nachází v sekundární buněčné stěně. Je esenciální pro mechanickou podporu a odolnost rostliny proti patogenům (Pérez et al. 2002). Vzhledem k hydrofobní povaze této molekuly, lignin zajišťuje nepropustnost stěn trachejí a tak umožňuje transport vody a rozpuštěných látek vaskulárním systémem dřeva (Mellerowicz et al. 2001).

Lignin je složen ze tří aromatických podjednotek vzniklých z fenylalaninu. Jsou to monolignoly p-kumaryl alkohol, koniferyl alkohol a sinapyl alkohol. Vzájemně se od sebe

podjednotky liší různou mírou methoxylace na 3. a/nebo 5. pozici aromatického kruhu (Whetten & Sederoff 1995; Chen et al. 2000). Dehydrogenativní polymerizace těchto tří alkoholů dá vzniknout třem základním podjednotkám ligninu, označovaných jako H (p-hydroxyfenyl), G (guayacyl) a S (syringyl) podjednotky (Obrázek 2). Tyto podjednotky trojrozměrnou sít', navzájem nepravidelně spojenou silnými vazbami uhlík-uhlík (C-C) nebo etherovými vazbami (C-O-C), díky tomu je tato struktura vysoce odolná vůči enzymatické mikrobiální degradaci.

Obsah a složení ligninu se liší v závislosti na druhu stromu, typu buňek či tkání a podle stáří stromu a environmentálních podmínek (Campbell & Sederoff 1996). Podjednotkové složení ligninu ovlivňuje interakce mezi ligninem a sacharidovými složkami buněčné stěny. H a G lignin interaguje s pektiny, zatímco S lignin tvoří vazby s hemicelulózou (Mellerowicz et al. 2001).

Lignin jehličnatých stromů je složen převážně z G-podjednotek, zatímco v listnatých stromech se jedná o směs G- a S- podjednotek, kde se S-podjednotky vyskytují ve velké míře (Obrázek 2). Lignin je více zastoupen u jehličnatých stromů (27-32%), než u listnatých (21-31%), což nejspíš spolu s jeho odlišným chemickým složením přispívá ke zvýšené žáruvzdornosti jehličnanů (Stokland 2012). Vysoký obsah ligninu v celkovém složení rostlinné buňky ho řadí spolu s celulózou a chitinem k nejčastěji se vyskytujícím přírodním polymerům.



Obrázek 2- Struktura monolignolů -převzato z (Whetten & Sederoff 1995).

1 P-kumaryl alkohol, **2** Koniferyl alkohol, **3** Sinapyl alkohol, **4** P-hydroxyfenyl - H-podjednotka, **5** Guayacyl - G-podjednotka, **6** Syringyl - S-podjednotka

Výsledky UV mikroskopie naznačují, že koncentrace ligninu ve střední lamele je znatelně vyšší, než v sekundární stěně. Ale protože sekundární stěna, zaujímá mnohem větší část z celkového objemu než střední lamela, většina ligninu (72% ranné dřevo, 82 % pozdní dřevo) se nachází v sekundární stěně (Sjöström 1993).

Další nestrukturní složky dřeva, zahrnují sloučeniny extrahovatelné organickými rozpouštědly, které mohou být polární (fenoly a taniny) nebo apolární (tuky a steroly), ve vodě rozpustné sloučeniny (cukry a škroby), ale také proteiny a popel. Tyto složky dohromady představují méně jak 5% ze suché hmotnosti dřeva, ale mohou dosahovat až 20% u některých jehličnanů (Fengel & Wegener 1983; Martínez et al. 2005).

3. Organismy rozkládající dřevo

3.1 Houby

Vláknité houby, které dokáží využít dřevo, jako zdroj energie řadíme většinou do oddělení stopkovýtrusných (Basidiomycota)- třída Agaricomycetes a vřeckovýtrusných (Ascomycota), které dohromady tvoří podříši Dikarya- vyšší houby (Arantes et al. 2012; Ohm et al. 2014). Řada dalších hub je schopná enzymaticky degradovat celulózu, nebo jiné izolované složky buněčných stěn dřeva, ale neporadí si s jeho komplexní strukturou.

Dřevokazné houby dělíme na houby bílé hniloby, hnědé hniloby a měkké hniloby, rozkladače opadu a koprofilní houby (Worrall et al. 1997). Toto dělení se odvíjí od rozdílného využití složek dřeva jak na mikroskopické, tak i na makroskopické úrovni. Rozkladači opadu a koprofilické houby kolonizují svrchní vrstvu půdy, zatímco houby bílé, hnědé a měkké hniloby osidlují kompaktní dřevo jako jsou dřevěné trámy, stromy, kmeny a pařezy (Liers et al. 2011). Určité druhy hub (např. *Hypholoma fasciculare*) mohou kolonizovat jak dřevo, tak opad (Šnajdr et al. 2010), jiné způsobují nespecifickou hnilobu, která nemůže být jednoznačně přiřazena k jednomu typu tlení- často se tento druh vyskytuje u hub, které sídlí na částečně rozloženém dřevě. To je jeden z důvodů, proč existují vzrůstající tendence, proti třídění hub do skupin bílé, hnědé a měkké hniloby, protože některé organismy vykazují znaky (případně jsou schopny za určitých podmínek syntetizovat enzymy), které je řadí do více skupin zároveň (Riley et al. 2014), nicméně, ještě nebyl ustanoven žádný nový jednotící systém. V této práci se tedy budeme řídit klasickým uspořádáním hub na primárně houby bílé, hnědé a měkké hniloby.

Houby bílé hniloby jsou vybaveny enzymy, které mají unikátní schopnost degradovat všechny strukturní složky lignocelulózy –celulózu, hemicelulózu i lignin (Rayner & Boddy 1988; Martínez et al. 2005; Baldrian & Valášková 2008; Valášková et al. 2009). Houby hnědé hniloby depolymerizují holocelulózu a rozsáhle modifikují lignin, ale nedegradují ho (Arantes et al. 2012). Zástupce výše dvou zmíněných typů nacházíme především mezi Basidiomycota, zatímco zástupci hub měkké hniloby, se řadí většinou k Ascomycota. Houby měkké hniloby degradují preferenčně celulózu a hemicelulózu v S₂ vrstvě sekundární stěny (Stokland 2012).

3.1.1 Houby bílé hniloby

Bílá hniloba je nejrozšířenějším druhem tlení dřeva. Její zástupci jsou zodpovědní za většinu dekompozice dřeva v temperátních a tropických lesích (Stokland 2012). Více jak 90% všech známých dřeva rozkládajících basidiomycet jsou tohoto typu (Hatakka & Hammel 2010; Rytioja et al. 2014).

Houby bílé hniloby degradují všechny strukturní složky dřeva, celulózu, hemicelulózu i lignin. Zbýlé dřevo je poté bílé, vlhké, měkké a vláknité. To je způsobeno tím, že po degradaci ligninu

dochází ke ztrátě pevnosti dřeva a vzniká na celulózu bohatý materiál (Martínez et al. 2005; Rytioja et al. 2014).

Rozlišujeme dvě formy bílé hniloby, podle schopnosti degradovat lignin selektivně, nebo simultánně s celulózou (Schwarze et al. 2000; Martínez et al. 2005). I když některé druhy mohou užívat oba typy rozkladu, zdá se, že většina hub vykazuje pouze jeden typ. Přesto je možné nalézt simultánní i selektivní formu tlení na jednom kmeni způsobenou stejnou houbou (Blanchette 1991). Řada hub měkké hniloby kolonizuje lumen rostlinné buňky, zde aktivuje svůj enzymatický systém a napadá buněčné stěny zevnitř. S pokračujícím rozkladem dřeva, začínají narušené zóny splývat a vytvořené velké dutiny jsou vyplněny myceliem. Tento typ rozkladu se označuje jako ne-selektivní nebo simultánní, degraduje velké objemy rovnoměrně a nechává světlou a uvolněnou dřevěnou strukturu (Hatakka & Hammel 2010; Stokland 2012). Během tlení jsou akumulovány šřavelan vápenatý a MnO_2 (Blanchette 1991). Nejprozkoumanější houba bílé hniloby je *Phanerochaete chrysosporium*, jejíž genom byl jako první zcela osekvenován a publikován (Martínez et al. 2004).

Houby, které degradují lignin selektivně, nejdřív atakují lignin, v sekundárních buněčných stěnách a střední lamely a později degradují celulózové a hemicelulózové komponenty, ale zdaleka ne v takovém rozsahu jako lignin (Hatakka & Hammel 2010). Selektivní degradace ligninu se často odehrává v malých kapsách uspořádaných podélně na dřevě. Během tlení se tyto kapsy jeví jako vybělené regiony (díky dominanci celulózy) (Schwarze et al. 2000). Nakonec kapsy zůstanou prázdné a na dřevě zanechají vzor medové plástve. Někdy bývá označována jako pocket rot, alveolar rot, nebo mottled rot (Stokland 2012). Typickým zástupcem je *Phellinus nigrolimitatus* (Hatakka & Hammel 2010).

3.1.2 Houby hnědé hniloby

Hnědou hnilobu vykazují houby výhradně z oddělení Basidiomycota, a většina patří do řádu Polyporales. Procento jejich zastoupení v rámci všech dřevokazných druhů se odhaduje na 6-10% (Schwarze et al. 2000; Hatakka & Hammel 2010; Arantes et al. 2012; Rytioja et al. 2014). Vyskytují se nejčastěji na dřevě jehličnanů (Schwarze et al. 2000; Rytioja et al. 2014). Některé druhy hnědé hniloby jsou ale stejně běžné na jehličnatých i listnatých stromech (*Fomitopsis pinicola*) a další, které přednostně nebo exkluzivně rozkládají dřevo listnatých stromů (*Laetiporus sulphureus*, *Piptoporus betulinus*).

Houby hnědé hniloby degradují dřevo tak, že preferenčně štěpí celulózu a hemicelulózu, zatímco lignin zůstává zachován jen s lehkou modifikací, zejména demethoxylací (Hatakka & Hammel 2010). Vytváří se tak typický vzhled pro dřevo degradované hnědou hnilobou, což je způsobeno tím, že když se celulózový řetězce rozlomí, dřevo ztrácí svou podélnou sílu a vznikne mnoho prasklin ve směru vláken, až se nakonec rozpadne na prach (Schwarze et al. 2000; Stokland 2012; Rytioja et al. 2014). Díky postupné převaze modifikovaného ligninu nad holocelulózou, se dřevo stává hnědým až načervenalým (Hatakka & Hammel 2010; Stokland 2012).

Houby hnědé hniloby, podobně jako houby bílé hniloby, potřebují dostatek kyslíku k degradaci dřeva, takže efektivně degradují pouze v terestriálních prostředích (Stokland 2012). Organické zbytky produkované během hnědé hniloby dřeva jsou charakteristické velmi nízkým obsahem polysacharidů a vysokou proporcí modifikovaného ligninu (Arantes et al. 2012).

Nedávné fylogenetické analýzy založené na sekvenaci genomů dřevokazných hub, navrhuje, že většina hub hnědé hniloby, se vyvinula opakovaně z hub bílé hniloby (Eastwood et al. 2011; Martinez et al. 2009), nejspíš selektivní ztrátou některých biodegradačních mechanismů, jako je ztráta lignin-modifikujících peroxidáz. Teorie zní, že houby hnědé hniloby se zbavili energeticky náročného aparátu lignocelulotické degradace využívaného zástupci bílé hniloby, a naopak si vyvinuly alternativní mechanismy rozkladu (Martinez et al. 2009; Eastwood et al. 2011; Arantes et al. 2012). V práci (Floudas et al. 2012) bylo navrženo, že životní styl hub hnědé hniloby vznikl během evoluce několikrát, a že společný předek Agaricomycota byl druh bílé hniloby, který vlastnil ligninolýtický systém s různými drahami pro produkci H_2O_2 .

3.1.3 Houby měkké hniloby

Houby měkké hniloby, na rozdíl od výše zmíněných hub bílé a hnědé hniloby, způsobují hlavně Ascomycota (Worrall & Wang 1991). Měkká hniloba degraduje lignin i polysacharidy, ale preferenčně cílí na polysacharidy. Rozpoznání měkké hniloby od bílé nebo hnědé, je často možné pouze chemickou analýzou. Měkká hniloba se liší v degradaci ligninu, kdy ho štěpí jen v omezeném množství a odstraňuje především S-podjednotky (Worrall et al. 1997).

Hlavním rozdílem v tlení dřeva, kterým se měkká hniloba odlišuje od předchozích dvou druhů, je způsob, kterým prostupují hyfy dřevem a tím, že enzymy měkké hniloby nedifundují do okolí, ale naopak operují na povrchu hyf (Stokland 2012). Na rozdíl od bílé a hnědé hniloby, které rostou rychle skrz dřevo, uvnitř prázdného prostoru lumenu mrtvých buněk dřeva, houby měkké hniloby prorůstají pomalu, vevnitř S_2 vrstvy sekundární buněčné stěny (Schmidt 2006; Stokland 2012). V pokročilých stádiích hniloby, je sekundární buněčná stěna zcela degradována, ale střední lamela zůstává nedotčená (Blanchette et al. 2004). Tlející dřevo je dále charakteristické tmavějšími plochami, díky znatelnému odstranění celulózy. Když je dřevo suché má nahnědlou barvu s prasklinami napříč směrem vláken a má podobný vzhled jako dřevo zasažené hnědou hnilobou (Stokland 2012). Rozpad sekundární centrální buněčné stěny, nechává dřevo v houbové konzistenci, což dalo za vznik jménu tomuto druhu hniloby (Worrall et al. 1997).

Houby měkké hniloby způsobují rozklad dřeva i ve velmi nehostinných podmínkách, jako jsou extrémně vlhká, suchá nebo studená místa, kde je aktivita hub hnědé nebo bílé hniloby inhibována (Blanchette et al. 2004; Schmidt 2006). Typickými zástupci jsou *Daldinia concentrica* a *Xylaria polymorpha* (Nilsson & Daniel 1989).

3.2 Další organismy, rozkládající dřevo

Jako další se na degradaci dřeva podílejí bakterie a bezobratlí. Bakterie využívají převážně volné polysacharidy, ale byl u nich nalezen i enzym rozkládající lignin - lakáza (Sharma 2007). Jejich schopnost degradovat lignin je prokázána, a to i za anaerobních podmínek, ale v porovnání s houbami bílé hniloby, je nelze považovat za významné rozkladače ligninu (Kirk et al. 1987). Hrají roli při modifikaci chování hub a indukci tvorby sekundárních bojových a obranných metabolitů (Folman et al. 2008).

Bezobratlí živočichové, svojí činností zvyšují aeraci dřeva a plochu vhodnou k osídlení houbami. Také přispívají k mechanické degradaci dřeva a tedy snazší enzymatické degradaci. U některých termitů byly nalezeny symbiotické bakterie, které napomáhaly trávení dřeva (Breznak 2000; Dillon & Dillon 2004).

4. Enzymy

Jako biodegradace dřeva je chápán proces přeměny jednotlivých složek dřeva na jednodušší a menší molekuly, které jsou schopny projít buněčnou stěnou hyf a být dále využity houbovým metabolismem. Mnoho celulólytických a lignolytických hub využívá širokého spektra extracelulárních enzymů (Baldrian 2008), především hydroláz, které štěpí všechny polysacharidové složky dřeva na monosacharidy. Avšak když tyto složky vytvoří komplex s ligninem, stávají se odolné proti hydrolytickému štěpení (Leonowicz et al. 1999). Dřevokazné houby produkují široké spektrum enzymů, které jsou schopny degradovat ligninocelulózu.

4.1 Degradace jednotlivých složek dřeva

Enzymy, které degradují rostlinné polysacharidy, se někdy označují jako carbohydrate-active enzymes (CAZy) a jsou rozděleny do rodin podle aminokyselinové sekvence a strukturní podobnosti; jedná se v převážné většině o hydrolázy (Lombard et al. 2014). Další skupinou enzymů, rozkládající dřevo, jsou ligninolytické enzymy.

4.1.1 Degradace celulózy

Degradace celulózy se účastní tři funkčně odlišné typy enzymů, které řadíme mezi celulózy. První enzym je β -1,4-endoglukanáza, která hydrolyzuje vnitřní glykosidické vazby. Tento první krok produkuje velké množství terminálních konců. Druhý typ enzymů, je β -1,4-exoglukanáza nebo celobiohydroláza, která operuje právě na terminálních koncích krátkých řetězců a odštěpuje jednotlivé celobiózové jednotky. β -glukozidázy, štěpí celobiózové jednotky na individuální glukózové molekuly. Tyto glukózové molekuly jsou dostatečně malé, aby mohly být absorbovány houbovým myceliem a inkorporovány do buněčného metabolismu (Hatakka & Hammel 2010; Stokland 2012; Rytioja et al. 2014).

Existuje i oxidoreduktivní štěpení celulóзовého řetězce celobiózo-dehydrogenázou (CDH), a lytickou polysacharid monooxygenázou (LMPO), které spolupracují s celulózami (Harris et al. 2010; Quinlan et al. 2011). CDH oxiduje celobiózu na laktony. CDH je schopna produkovat hydroxylové radikály Fentonovou reakcí, a oxidovat celobiózu společně s produkcí elektronů pro LMPO katalyzovanou celulózovou depolymeraci. Hraje tedy důležitou roli jak při modifikaci ligninu tak i při degradaci celulózy (Langston et al. 2011). LMPO jsou měďné monooxygenázy, které katalyzují přímou oxidaci celulóзовého řetězce štěpením glykosidických vazeb (Quinlan et al. 2011).

4.1.2 Degradace hemicelulózy

Vzhledem k vysoké variabilitě ve složení hemicelulózy, je k její degradaci zapotřebí celá řada rozdílných enzymů, podle toho, jestli se degraduje xylan (hemicelulozový typ, který se nachází v krytosemenných dřevinách) nebo glukomanan (dominuje v nahosemenných dřevinách).

Kompletní degradace obou hemicelulóзовých typů, zahrnuje spolupráci několika enzymů a samotný proces osahuje 5 kroků. První krok v degradaci xylanu je zajištěn enzymem β -1,4-endoxylanázou, které útočí uprostřed molekuly a tak tvoří kratší oligomery. Další tři různé enzymy odtrhávají specifické chemické vazby, které spojují postranní řetězce s hlavní molekulou. Nakonec enzym β -1,4-xylozidáza, který hydrolyzuje větší xylooligosacharidy a produkuje xylózu. Xylóza je monosacharid, stavební jednotka xylanu, která odpovídá molekule glukózy v celulóze. Degradace glukomananu v měkkém dřevě je podobná degradaci xylanu tím, že iniciální enzym rozštěpí molekulu na menší fragmenty, další rozštěpí specifické vazby s postranními řetězci a nakonec dva rozdílné enzymy odštěpují glukózové a manóзовé molekuly (Van Den Brink & De Vries 2011). Nedávno bylo potvrzeno oxidativní štěpení hemicelulózy (Agger et al. 2014). CDH je schopna přijmout elektrony z xylooligosacharidu a interagovat s LPMO, které rozštěpí glykosidické vazby a produkuje xylózy (Sygmund et al. 2012).

4.1.3 Degradace ligninu

Degradaci ligninu katalyzují ligninolytické peroxidázy. První objevená lignin peroxidáza byla v *Phanerochaete chrysosporium* a dlouho byla považována za nejdůležitější peroxidázu v procesu oxidativní degradace ligninu (Tien & Kirk 1983). Až pozdější výzkumy ukázaly, že daleko běžnějším typem je manganová peroxidáza. Další druh peroxidázy, který se vyskytuje v saproxylických houbách je verzatilní peroxidáza (Martínez et al. 1996).

Lignin peroxidáza degraduje fenolické, ale hlavně nefenolické podjednotky ligninu, které tvoří až 90% polymeru. Ke své činnosti vyžaduje katalyzátor a zároveň substrát reakce, veratrylalkohol, který je produkovan sekundárním metabolismem houby a tvoří difúzní kationtové radikály, které v buněčné stěně oxidují lignin (Kirk & Cullen 1998). Manganová peroxidáza oxiduje Mn^{2+} na vysoce reaktivní Mn^{3+} , který je chelatován organickou kyselinou, jako je například oxalát, malát nebo laktát, produkovaný houbou (Martínez 2002). Takto stabilizované ionty Mn^{3+} difundují a mohou oxidovat fenolické podjednotky ligninu. Manganová peroxidáza může oxidovat i nefenolické podjednotky v přítomnosti nenasyceným mastných kyselin, tvorbou peroxidových radikálů (Bao et al. 1994; Jensen et al. 1996; Kirk & Cullen 1998). Verzatilní peroxidáza kombinuje katalytické vlastnosti manganové a lignin peroxidázy. Může oxidovat Mn^{2+} na Mn^{3+} a degradovat fenolické podjednotky ligninu, ale zároveň je schopna stejně jako lignin peroxidáza degradovat nefenolické podjednotky (Ruiz-Dueñas et al. 1999; Martínez 2002). Nízkomolekulární redoxní mediátory jsou důležité v počátečním stádiu rozkladu, kdy nepoškozená dřevinná buněčná stěna nedovoluje kontaktu enzymu s ligninem (Martínez 2002). Všechny peroxidázy ke své činnosti potřebují peroxid vodíku pro tvorbu kyslíkových radikálů, které štěpí kovalentní vazby mezi podjednotkami ligninu (Ruiz-Dueñas & Martínez 2009). Peroxidy vznikají činností další rodiny enzymů, oxidáz, z nichž nejznámější je glyoxyl oxidáza (GLOX), která pro tvorbu peroxidu vodíku používá produkty, degradace ligninu (Kersten and Cullen, 2007). Tyto dva enzymy tedy pracují součinně. Poslední rodinou enzymů, které se podílejí na degradaci ligninu u hub

bílé hniloby, jsou lakázy. Kvůli svému nízkému redoxnímu potenciálu mohou degradovat pouze fenolické složky ligninu, což tvoří často pouze 10% z celku molekuly (Stokland 2008). Lakázy se podílejí na řadě dalších aktivit, jako tvorba pigmentace, modifikace morfologie plodnic, degradace xenobiotik (Claus 2004). Lakáza je produkována většinou lignolytických basidiomycet stejně jako bakteriemi, které rostou na lignocelulóze (Baldrian 2006; Sharma et al. 2007). Ke své funkci využívá molekulární kyslík, a je tedy nezávislá na dalším enzymatickém systému.

Houby hnědé hniloby postrádají peroxidázy, které oxidují lignin. Na rozdíl od hub bílé hniloby, zahajují degradaci lignocelulózy Fentonovou reakcí, která produkuje OH radikály, které jsou vysoce reaktivní a neselektivně oxidující polysacharidy (Jensen et al. 2001). Tyto radikály, také atakují lignin skrz elektrofilní adici na jeho aromatický kruh (Goodell et al., 1997; Hammel et al., 2002; Suzuki et al., 2006). Zástupci hnědé hniloby jsou jediné organismy, které dokáží odstranit téměř všechny polysacharidy z rostliny bez odstranění ligninu, a ve většině případů bez produkce celého spektra celulózu depolymerizujících enzymů jako celobiohydrolázy, které jsou potřebné pro hydrolýzu krystalické celulózy.

5. Metody výzkumu

Před masivním rozvojem sekvenčních technik, byly pro výzkum dřevokazných hub používány hlavně metody založené na pozorování. Poskytovaly jediný způsob získávání informací o složení kryptických mikrobiálních komunitách a vztazích panujících mezi jednotlivci v nich.

Jednou z metod bylo mikrobiologické zkoumání exponovaného tlejícího dřeva, například na příčných řezech tlejícího kmene (Boddy 2000). Mezi rozšířené metody výzkumu dosud náleží pozorování distribuce a množství plodnic hub na tlejícím dřevě (Boddy 2001). Velká většina výzkumů studující druhové složení dřevokazných hub v závislosti na prostředí, se zaměřovala právě na studium distribuce a množství plodnic (Bader et al. 1995; Allen et al. 2000; Boddy 2001; Nordén et al. 2004; Allmér et al. 2006; Lindner et al. 2011; Rajala et al. 2011). Principiálně, monitoring plodnic může odhalit všechny plodící druhy, ale špatně odráží jejich relativní množství ve dřevě. Také tvorba plodnic je vysoce závislá na environmentálních podmínkách a na čase (Allmér et al. 2006). Výsledky těchto pozorování by měly být interpretovány s opatrností, protože často neodráží skutečnou distribuci a množství mycelia ve dřevě (Rajala et al. 2011). Tato metoda identifikuje houby převážně z kmene Basidiomycota, které tvoří větší plodnice, než houby z kmene Ascomycota nebo Zygomycota a zcela pomíjí druhy, které nefrukifikují (Ovaskainen et al. 2013). Další dosud používanou technikou je odběr vzorků a pěstování isolátu z tlejícího dřeva na umělém substrátu (např. sladový agar), nebo inkubace vzorků dřeva (Rayner & Todd 1979). Pěstováním sice lze pokrýt všechny kmeny, ale často je vyžadována dodatečná identifikace pomocí sekvenace DNA. Pěstováním se nejlépe identifikují Ascomycota a Zygomycota, které ale nemusí být hlavními organismy rozkládajícími dřevo (Stenlid et al. 2008).

Výše uvedené techniky byly hojně využívány před introdukcí molekulárních metod do environmentální ekologie. Dnes dominuje především extrakce nukleových kyselin, jejich následná sekvenace a bioinformatická analýza.

Extrakce DNA bývá častější, protože molekula DNA je stabilnější, snáze a levněji extrahovatelná. Další analýza nám poskytne informace o všech organismech nacházejících se ve vzorku. Problémem této metody, je, že DNA analýza nám neumožní nahlédnout do dynamiky společenstva. Nejistíme zcela přesně množství organismů, ani nerozlišíme ty organismy, které jsou aktivní ve vzorku. Někdy se totiž stává, že obsah mrtvých buňky je chráněn před účinky nukleáz, které by jinak DNA rozštěpily, a tak můžeme získat informace o organismech, které jsou již mrtvé a tedy neaktivní ve společenstvu (Demanèche et al. 2001). Vzhledem k rychlému rozkladu nukleových kyselin však jejich podíl nebývá významný.

Molekula RNA je méně stabilní a obtížnější na manipulaci v porovnání s DNA. Není tedy snadné s ním pracovat, ale nabízí možnost získat informace o abundanci metabolicky aktivních členů komunity (Thies 2015). Fakt, že houbová aktivita může odpovídat rychle na změnu environmentálních podmínek, by měl být bráno v potaz při posouzení reprezentativity RNA jako markeru v environmentálních studiích (Rajala 2011).

Další metodou při zkoumání mikrobiálních procesů na tlejícím dřevě, je detekce a měření aktivity enzymů z environmentálního vzorku. Změna enzymatické aktivity je nejrychlejší odpovědí na změny prostředí a disturbance závislá na teplotě, vlhkosti a kvalitě substrátu a jejím měřením lze odhalit aktivity specifických skupin mikroorganismů (Baldrian 2009).

Každá z metod má své výhody, ale nese si i určité limitace. Pro správné zodpovězení otázek ohledně procesů tlení a faktorů houbové komunity, které ho ovlivňují, je důležité tyto výhody, nebo nevýhody metod zohlednit při vyhodnocování výsledků, nebo je vyžadován kombinovaný přístup více metod, pro omezení zanesení chyby (Lindner et al. 2011).

6. Faktory ovlivňující houbové společenstvo

Většina výzkumů interspecifických interakcí a vlivu abiotických faktorů, jako vlhkost, změny plyného režimu a teploty, byla prováděna v umělém mikrokosmu v laboratořích (Toljander et al. 2006). V posledních letech se klade větší důraz na provádění terénních výzkumů, neboť se ukázalo, že výsledky dosažené v laboratořích nejsou vždy totožné s ději v přírodě. Je to způsobeno, tím, že v umělém prostředí vědomě, ale ve velké míře i nevědomě opomíjíme mnoho faktorů, které samy o sobě mají na organismy malý vliv, ale sumarizace těchto drobných efektů, vede ke změnám v celém ekosystému (Dickie et al. 2012).

V následujících odstavcích shrneme dosažené výsledky ze studií, které byly prováděny v laboratořích, a které se ukázaly jako potencionálně platné, tak i těch z terénu.

Ukázalo se, že složení a dynamiku houbového společenstva ve dřevě, ovlivňují jak abiotické, tak biotické faktory. Z těch abiotických je to především stupeň rozkladu dřeva, objem, délka a hustota kmene, teplota, vlhkost a plyný režim, především tlak kyslíku (Bader et al. 1995; Heilmann-Clausen & Christensen 2003). Mezi významné biotické faktory, řadíme druhovou selektivitu hub k substrátu, antagonistické interakce, vliv ostatních organismů (bakterie, hmyz, složení okolní flóry) a vztah předchozího a následného kolonizátora jednoho substrátu (Boddy 2000; Boddy 2001; Heilmann-Clausen et al. 2014).

6.1 Abiotické faktory

Velmi významné jsou abiotické faktory, které mají vliv na samotný substrát - strom - během jeho života, ale hlavně po jeho smrti, nebo jako příčina jeho zániku. Způsob, kterým strom zahyne, následně ovlivní vývoj společenstva, které se na něm usadí. Druhové složení hub na mrtvém dřevě je rovněž rozdílné u různých částí stromu (větvě, pařez, kmen, kořenová část) (Boddy & Heilmann-Clausen 2008). Důležitá je velikost kmene, jeho objem, obvod a délka. Logicky, čím větší kmen, tím více prostoru pro více druhů, které se na něm mohou usídlit (Yamashita et al. 2010). Větší objem substrátu poskytuje stabilnější mikroklimatické podmínky, menší výkyvy teplot a vlhkosti, ale i horší aeraci. Větší prostor, poskytuje více živin a hlavně omezí i kombativní mezidruhové interakce, takže se houby mohou soustředit na využití zdrojů a omezit energetické výdaje na obranné mechanismy.

Jeden z nejdůležitějších faktorů, který ovlivňuje složení houbového společenstva na stromě, je míra jeho zetlení. Neexistuje jedna klasifikace pro rozdělování stromů do tříd podle tlení. Řada autorů si definuje své vlastní. Většina je založena na vnějším vzhledu stromů a množství biomasy ztracené v průběhu tlení. Ve Skandinávii, kde je mrtvé dřevo velmi důležitým tématem výzkumů, adoptovali rozdělení do pěti tříd podle množství ztraceného objemu suché váhy stromu (Stokland et al. 2005; Næsset 1999). Heilmann-Clausen a Christensen přidávají i charakterizaci tříd podle prostupnosti stélky nože, pro snazší určení v terénu (Heilmann-Clausen & Christensen 2003).

	Třídy tlení	Přibližné množství zbývající biomasy (v hmotnostních %)	Charakteristiky
0	Oslabený strom	100	Žijící oslabený strom (zraněný, oslabený suchem, stářím), olistěný.
1	Nedávno uhynulý	100-95	Nedávno uhynulý strom, pokrytý kůrou. Dřevo je pevné, nůž prostoupí dřevem jen pár mm.
2	Slabě zetlený	95-75	Kůra je uvolněná a začíná odpadat. Nůž prostoupí méně než 1 cm do dřeva. Větvičky menší jak 4cm jsou ztraceny. Pozorujeme počáteční mycelium pod kůrou.
3	Středně zetlený	75-50	Dřevo je měkké, nůž prostoupí až 4 cm. Kůra a větve jsou částečně ztraceny. Původní kmen je nedotknutý.
4	Hodně zetlený	50-25	Kůra je ztracena na většině plochy. Kmen se fragmentuje, dřevo není pevné struktury. Nůž prostoupí 5-10 cm do dřeva.
5	Téměř rozložený	25-0	Dřevo velmi silně zetlené, je vysoce drolivé a křehké. Nůž prostoupí na většině míst více jak 10 cm. Původní kmen již není rozpoznatelný.

Tabulka 2 – Charakteristiky tříd tlení u mrtvého dřeva - Převzato a modifikováno z (Heilmann-Clausen & Christensen 2003; Stokland et al. 2005; Stokland & Siitonen 2012).

Tabulka 2 přináší přehled základních charakteristik, pro rozdělení mrtvého dřeva do jednotlivých tříd tlení. Odlišné druhy hub, preferují jiné třídy tlení, a tak se tato charakteristika ukazuje být důležitým činitelem ve vývoji a predikci složení saproxylické komunity.

Největší druhovou variabilitu bylo možné nalézt v posledních stádiích zetlených stromů. Počet druhů úměrně stoupal s klesající hmotou (Rajala et al. 2012). Rychlost tlení kulminovala ve stádiích 2 a 3, kdy dominovaly zástupci hub bílé a hnědé hniloby (Bader et al. 1995). S postupujícím rozkladem klesal výskyt plodnic na kmenech, což se vysvětluje velkými nároky na jejich vytvoření a nedostatečným množstvím živin pro jejich tvorbu v téměř zetlelých kmenech (Stenlid et al. 2008).

Všechny organismy jsou ovlivněny teplotou. Mycelia hub vykazují vysokou odolnost k nízkým teplotám v laboratorních podmínkách (Schmidt 2006), ale v přirozených podmínkách přestávají růst při teplotě pod bodem mrazu. Některé druhy produkují látky, zaručující mrazuvzdornost pletiv, jako glycerol a trehalóza a umožňují tak aktivitu i za nízkých teplot (Jonsson & Stokland 2012).

Teplota ovlivňuje i rychlostní konstantu tlení (k), v rovnici $Y_t = Y_0 * e^{-kt}$ (Harmon et al. 1986), kde tlení je úměrné množství zbývajících materiálu a Y_0 je počáteční množství materiálu, Y_t je množství které zůstalo v čase t , a k je rychlostní konstanta tlení. Experimentálně bylo dokázáno, že stejné množství biomasy, se rozloží v tropech mnohonásobně rychleji než v mírném pásmu. Pravděpodobně je to způsobeno vyšší optimální teplotou degradujících enzymů, které mají teplotní optimum mezi 40-60°C, ale v podmínkách temperátních lesů operují v rozmezí 20-25°C (Baldrian & Valášková 2008).

Vlhkost dřeva je určena vnějšími klimatickými podmínkami a expozicí dřeva slunci, ale také tlením samotným, protože jedním z finálních produktů mineralizace strukturních složek dřeva je voda. Bez alespoň minimálního počátečního množství vody, by nedošlo k rozvoji hniloby, protože enzymy rozkládající dřevo jsou rozpustné ve vodě, a bez ní by nebyl možný ani transport živin a buněčný metabolismus (Magan 2008). Naopak příliš vysoká vlhkost může zamezit vstupu kyslíku, a je tedy také inhibiční pro růst hub. Relativní vlhkost dřeva je měřena v procentech rozdílu mezi váhou mokrého a suché dřeva. Mezní hladina pro růst hub ve dřevě je určena bodem nasycení vláknem (fibre saturation point), pod kterým se nevyskytuje volná voda v lumenu buněk, a pokud houba nemá jiný zdroj vody, nepokračuje v růstu (Jonsson & Stokland 2012). Tento bod je obvykle kolem 30% vlhkosti ve dřevě (Schmidt 2006). Ascomycota vykazují vyšší míru tolerance vodního stresu.

Ve studiích byla zkoumána i celá řada dalších faktorů, jako je vzdálenost kmene od okraje lesa, míra osvětlení kmene a míra kontaktu kmene s půdou. Bylo zjištěno, že s rostoucí vzdáleností od okraje lesa, byla diverzita společenstva rozkladačů větší, a při větší a delší expozici slunci rostla rychlost vysychání a snižovala se vlhkost ve dřevě. Kmeny, které se dotýkaly větší plochou půdy, měly větší druhovou bohatost, neboť byly lépe chráněny proti výkyvům teplot a obsahu vody. Extrémní mikroklimatické podmínky tedy negativně ovlivňovaly druhovou bohatost (Heilmann-Clausen & Christensen 2003).

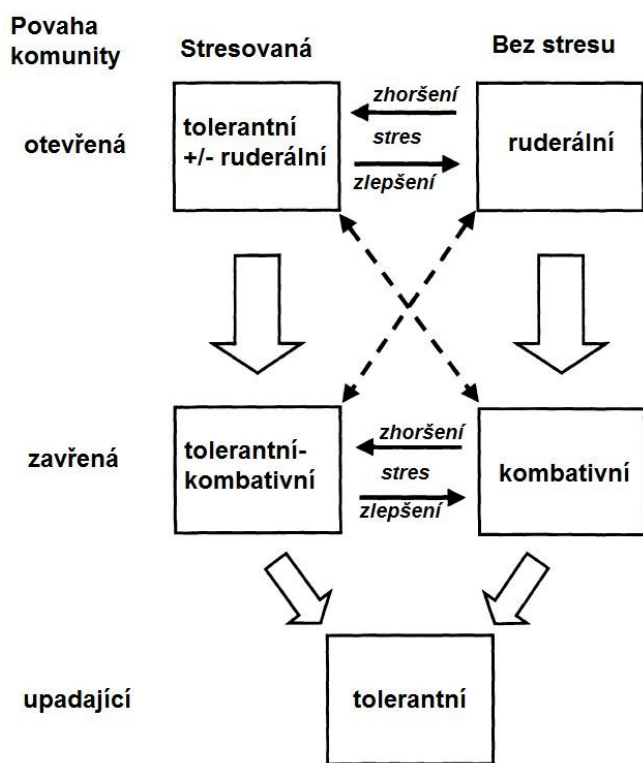
Dřevěný substrát se v literatuře rozlišuje na hrubé dřevo (coarse wood debris, CWD) a drobné dřevo (fine wood debris, FWD). CWD má průměr větší 10 cm, FWD menší 10 cm (Allmér et al. 2006). Velká část studií se soustředila na CWD. Až nedávne výzkumy, začaly odhalovat význam dřeva o malém průměru. Tyto studie ukazují, že FWD by mohlo být také důležitým substrátem přispívajícím k celkové druhové bohatosti dřevokazných hub (Nordén et al. 2004). Složení společenstva na těchto substrátech se liší. Některé druhy preferují menší větve, nad velkými kmeny. FWD poskytuje více nik, než CWD na jednotku plochy. Složení komunity na CWD bývá ovlivněno množstvím a druhem substrátu. Komunity na FWD jsou víc ovlivněny mikroklimatem. To je

pochopitelné, vzhledem k menší velikosti FWD, na něj víc působí změny v mikroklimatických podmínkách (Bässler et al. 2010).

Jako důležitý aspekt se ukázalo množství dostupného CWD v okolí zkoumaného kmene na životaschopnost houby. Tyto studie, byly vedeny za účelem zlepšení hospodaření v lesích, a kladly si otázky, jaké je minimální množství CWD nebo FWD které by se mělo ponechat, aby lesy prosperovaly. Bylo zjištěno, že množství CWD v okolí jiného plodícího druhu houby, je kritické pro úspěšnou kolonizaci dalších kmenů a redukuje (nebo zvyšuje) šanci extinkce tohoto druhu. Disperze většiny druhů, je totiž limitovaná (Jönsson et al. 2008).

6.2 Biotické faktory

Šance na úspěch kolonizace teritoria houbou se liší podle situace, kdy kolonizuje volný substrát, nebo kdy přichází do již ustanovené uzavřené komunity. Od toho se odvíjí různé životní strategie a charakteristiky, které houby využívají (Obrázek 3).



Obrázek 3 – Schéma vývoje komunity podle působení faktorů. Ukazuje vývoj od otevřené komunity kolonizující čerstvý substrát, k uzavřené komunitě s plně kolonizovaným substrátem. A nakonec vývoj k upadající komunitě s postupující hnilobou substrátu, pro kterou je charakteristický stres způsobený disturbancemi a nedostatkem živin. Zvýšení stresu tlačí komunitu k toleranci (vlevo na diagramu), zatímco snížení stresu ji radikalizuje (směr doprava). Změna z otevřené na uzavřenou komunitu má za následek zvýšení soutěživosti a bojovnosti (na diagramu směr dolů), zatímco disturbance ji směřují opačným směrem.

Převzato a modifikováno z (Rayner & Webber 1984;dle Boddy 2001).

Podle množství a přítomnosti stresu, disturbancí a kompetice, se vyvinula charakterizace hub do tří základních skupin – odolné stresovým podmínkám- S, kombativní- K a ruderální- R. Houby většinou nepatří výhradně do jedné skupiny, ale vykazují kombinaci S-, K- nebo R- charakteristik. (Boddy 2001). Houby, které by se daly označit jako výhradně stres-tolerantní, jsou schopny

kolonizovat a žít na substrátu, který je pro ostatní druhy neobyvatelný. To je způsobeno mnoha stresovými podmínkami, jako nedostatek (nebo nadbytek) vlhkosti, velké teplotní rozdíly, nízký obsah živin nebo přítomnost antimikrobiálních látek. Houby s rudérální charakteristikou se vyznačují tím, že dokáží jako první kolonizovat čerstvý substrát bez přítomnosti ostatních druhů. Využívají jako zdroj živin snadno rozložitelné látky a investují většinu své energie do produkce velkého množství spor a jejich disperze. Kombativní druhy mohou využívat složitější složky dřeva, jako celulózu, hemicelulózu a lignin. Přicházejí na substrát v pozdějších stádiích a různými kombativními technikami získávají kontrolu nad teritoriem (Jonsson 2012).

6.2.1 Způsoby kolonizace substrátu

Houby mohou kolonizovat substrát dvěma způsoby. Rozšířením pomocí spor, nebo kolonizací myceliem. Ty, které využijí mycelií, mají značnou výhodu, protože svazky hyf mohou být využity k transportu živin do nového substrátu, pokud je to potřeba (Lindahl et al. 1999). Jednotlivé druhy hub při vyhledávání nových teritorií a kolonizování dalších substrátů vykazují specifickou nutriční strategii, která navíc může být ovlivněna mikroklimatickými podmínkami, nebo přítomností jiných organismů (Boddy 2001). V případě, že se mycelium dostane do kontaktu s novým substrátem a získá z něj potřebné živiny, může jej přemístit do jiných, na živiny chudých míst. Nebo naopak, v případě boje o nové substráty, může houba přemístit živiny z jiné části mycelií k podpoře boje o nové teritorium (Boddy 1999; Boddy 2001; Boddy & Heilmann-Clausen 2008). Ty druhy, které spoléhají na disperzi pomocí spor, se vystavují vlivům podmínek prostředí, protože spory obvykle obsahují limitované množství vnitřních živin. Počet rozptýlených spor do vzduchu klesá jako exponenciální funkce v závislosti na vzdálenosti od sporokarpu, tedy s největší pravděpodobností se houba usídí v nejbližším okolí od sporokarpu (Sippola et al. 2001). Jsou však zaznamenány případy, kdy spory cestovaly až 1000 kilometrů (Hallenberg & Küffer 2001).

K rozvoji mycelií pravděpodobně dochází současně na několika místech najednou z mnoha spor, které po setkání s myceliem stejného genotypu, fúzí do většího jedince (Boddy 2001).

Problémy spojené s kolonizací recentně uhynulého substrátu, jsou spojené s nehostinným prostředím dřeva, ve kterém se vyskytuje mnoho antimikrobiálních látek. Také plynný režim a stupeň vlhkosti nejsou ideální. Proto v počátečních fázích tlení ve společenstvech nacházíme především zástupce z řad Ascomycota, kteří dokáží snášet nepříznivé podmínky lépe, než Basidiomycota. Ty naopak potřebují stabilnější mikroklimatické podmínky, dostatek vlhkosti a kyslíku, aby mohly účinně degradovat strukturní složky dřeva. Byla u nich rozeznána schopnost bránit jednou zabrané území, ale také používat účinných metod, jak si podmanit teritorium již okupané jinou houbou. Mezi různými druhy existuje jasná kombativní hierarchie. Ta je závislá na vnějších faktorech (Boddy 2000).

6.2.2 Antagonistické interakce

Interspecifické anatanogistické interakce, které houby s K-strategií využívají, zahrnují především interference hyf - zahrnující kontakt a rozpoznání mezi jednotlivými hyfami, interakce na myceliální úrovni a antagonismus na dálku (Heilmann-Clausen & Boddy 2005). Interference na myceliální úrovni působí změny celé struktury mycelia, obzvláště v místě kontaktu, kde dochází k tvorbě obranných zón. V některých případech se tak úplně zamezí kontaktu hyf odlišných jedinců. Při kontaktu dvou geneticky odlišných hyf dochází k lýzi a destrukci těchto hyf (Boddy 2000). Houby investují množství energie do produkce speciálních hyf, které nejsou určeny k asimilaci živin, ale k boji (Boddy 2000; Heilmann-Clausen & Boddy 2005). Antagonismus na dálku probíhá po rozpoznání extracelulárních sekundárních metabolitů hub, aromatických a těkavých sloučenin nebo enzymů. Tyto látky patří mezi infochemikálie, a mají sloužit k přenosu informací mezi druhy. Mimo jiné jsou využívány bezobratlými, při kolonizaci stromů. Houby si mezi sebou mohou předávat také informace o množství zdrojů a vlastnictví teritoria (Wheatley 2002). Výsledkem mezidruhových interakcí hub je buď nahrazení, kdy jedna houba získává teritorium nad druhou, nebo zablokování, kde žádný z druhů nezískává převahu (Boddy 2000).

Antagonistické interakce mohou být zacíleny proti jiným houbovým druhům, nebo proti bakteriím. Ty mají pouze omezenou schopnost rozkládat lignocelulózu, a raději čerpají živiny z lehce degradovatelných organických sloučenin. Ty jsou ale nezbytné v prvních fázích růstu i pro dřevokazné houby, a tak mezi nimi a bakteriemi dochází ke kompetici o substrát (Folman et al. 2008).

Jednotlivé druhy hub jeví různou preferenci pro dřevo konkrétního hostitele „host-tree preference“. Její příčinou může být různé poměrové zastoupení strukturních složek dřeva, ale také přítomnost konkrétních antimikrobiálních látek.

6.2.3 Sukcese na mrtvém dřevě

Společenstva hub na mrtvém dřevě se mění v průběhu sukcesního vývoje. Úspěšný rozvoj konkrétní houby na substrátu, je dále ovlivněn historií vzniku společenstva „assembly history“, tedy tím, jaké druhy daný substrát kolonizovaly dřívě (Dickie et al. 2012). Tito první kolonizátoři svým působením modifikují chemicko-fyzikální vlastnosti stromu, stupeň rozkladu, obsah vlhkosti, přítomnost sekundárních metabolitů, a tak usnadňují nebo zamezují jeho kolonizaci jinými druhy hub (Fukami et al. 2010). Bylo zjištěno, že některé ohrožené druhy, vyžadují k životu předchozí přítomnost jiných hub.

Životní strategie hub se odvíjejí od způsobů, kterými jsou schopny kolonizovat a udržet substrát. Závisí na jejich způsobu disperze, kolonizace dřeva, kompetitivních schopnostech a přizpůsobení se disturbancím a stresovým faktorům. Můžeme rozlišovat primární sukcesory, sekundární sukcesory a pozdní kolonizátory (Boddy & Heilmann-Clausen 2008).

Primární sukcesory jsou houby, které dorazí na substrát jako první, a dokáží jej kolonizovat. V některých případech to mohou být houby z dormantních propagulí, které se usídlily ještě za života stromu ve dřevě a čekaly, dokud nepoklesne vysoký obsah vody ve funkčním dřevě (Boddy 2001). To,

jaký z mnoha druhů nebo genotypů se rozvine, závisí na řadě abiotických faktorů, jako jsou teplota, plynový režim, obsahu vlhkosti a preferencích hub k hostiteli. Primární kolonizátoři často volí r-strategii. Často to jsou Ascomycota, které dokáží velmi rychle kolonizovat neobydlené části dřeva. Rajala při extrakci DNA odhalila, že v časných fázích rozkladu se na dřevě nacházejí převážně houby s neznámými nebo nejasnými nutričními požadavky (Rajala et al. 2012). Jejich životní strategií je co nejrychleji vyklíčit, rozmnožit se, vyprodukovat velké množství spor, rozšířit se a kolonizovat další substráty. Někdy se stává, že houby, které se rozvíjí z latentních propagul nedostanou dostatečný prostor k rozvoji, protože další primární kolonizátoři přicházejí z venku a rychle kolonizují dřevo, a tak jsou oba typy rychle nahrazeny sekundárními kolonizátory (Boddy 2001).

Sekundární kolonizátoři přicházejí na kmeny v pozdějším stádiu a různými technikami vytlačují primární kolonizátory. Pro úspěšnou kolonizaci používají techniky boje například produkcí sekundárních metabolitů, interferenci hyf, nebo jiné (Boddy 2000). Jejich životní strategie je často kombativní, neboť musejí soutěžit s ostatními druhy o prostor a zdroje. Investují sice značné množství energie do interakcí, ale také dokáží efektivně zpracovávat dřevo (houby bílé a hnědé hniloby) a dominují na kmenech stromů ve středních fázích tlení.

Pozdní kolonizátoři, jsou často houby zařazené na seznam ohrožených druhů. Tyto druhy, nejspíš potřebují přítomnost předešlých hub, které jim připraví specifické podmínky substrátu, takže je vhodný pro jejich ustanovení (Ottošson et al. 2014). Riziko extinkce takových druhů vzrůstá i kvůli tomu, že často tyto ohrožené druhy mají malé pole disperze- tedy v případě, že v blízkém okolí není vhodný substrát, houby se neustanoví- a tvoří relativně málo spor. Pozdní kolonizátoři jsou většinou tolerantní na stresové podmínky, vzhledem k tomu, že v hodně zetlených kmenech je nedostatek živin a velká fluktuace mikroklimatických podmínek (Frankland 1992; Toljander et al. 2006). Při nedostatku živin, mohou houby recyklovat své vlastní buněčné stěny, stejně jako hyfy předchozích kolonizátorů. Získají tak potřebné prvky, především dusík, pro pokračování tlení dřeva (Lindahl & Finlay 2006).

7. Závěr

Aktuální výzkumy vedené na dřevokazných houbách se zabývají především snahou o definování, pochopení a vysvětlení dynamiky houbového společenstva na tlejícím dřevě. Význam role dřevokazných hub v terestrálních ekosystémech je nepopíralený, do této doby je ovšem i špatně kvantifikovatelný. To je jeden z cílů dalšího zkoumání. Bez znalosti a přiřazení funkcí hlavním faktorům ovlivňujících komunitu dřevokazných hub, to nebude možné. Houby jsou zajímavým výzkumným objektem i při vývoji biopaliv a pro dřevozpracující a papírenský průmysl, díky své schopnosti degradovat strukturní složky dřeva na monomerické jednotky (Ohm et al. 2014). Houbové enzymy by mohly hrát významnou roli při degradaci xenobiotik a jiných polutantů.

Způsob zkoumání ekologie dřevokazných hub v přirozených podmínkách prodělal v posledních letech s rozvojem molekulárních přístupů, dramatický vývoj. Stále více studií se zaměřuje na přirozené ekosystémy, protože je v nich možné studovat všechny biotické i abiotické faktory, které mají vliv na jejich strukturu a fungování. Jeden z dalších směrů, kterým se bude ubírat environmentální biologie, je zcela určitě investice do vývoje nových a spolehlivějších nástrojů, které zaručí přesnější vyhodnocení dat získaných sekvenací, nebo vytvoření vhodné databáze pro identifikaci dřevo-rozkládajících hub (Lindner et al. 2011). Dnes největším nepřítelem není nedostatek dat, ale neschopnost správně je analyzovat a vyvodit z nich odpovídající závěry. Rozvoj sekvenování má za cíl odhalit bližší vztahy jedinců v komunitě a jejich vliv na celkové fungování ekosystému. Avšak i přes značné pokroky, identita druhů a jejich role, zůstává jen málo pochopena (Rajala et al. 2012).

Ve své diplomové práci bych se chtěla věnovat právě rozvoji poznatků ohledně faktorů, které mají efekt na různé složení společenstva dřevokazných hub a přiblížit fungování komunit saproxylických organismů jako celku. Poznatků, které byly za roky výzkumů na dřevokazných houbách nasbírány je velké množství, ale stále nejsme schopni určit hlavní faktory, potřebné pro úspěšnou predikci složení, vývoje a funkce společenstva hub.

Bibliografie

Sekundární citace označeny *

- Agger, J.W. et al., 2014. Discovery of LPMO activity on hemicelluloses shows the importance of oxidative processes in plant cell wall degradation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(17), pp.6287–92. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24733907>.
- Alkorta, I. et al., 1998. Industrial applications of pectic enzymes: A review. *Process Biochemistry*, 33(1), pp.21–28.
- Allen, R.B. et al., 2000. Composition and diversity of fungi on decaying logs in a New Zealand temperate beech (*Nothofagus*) forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, pp.1025–1033.
- Allmér, J. et al., 2006. Wood-inhabiting fungal communities in woody debris of Norway spruce (*Picea abies*(L.)Karst.), as reflected by sporocarps, mycelial isolations and T-RFLP identification. *FEMS Microbiology Ecology*, 55, pp.57–67.
- Arantes, V., Jellison, J. & Goodell, B., 2012. Peculiarities of brown-rot fungi and biochemical Fenton reaction with regard to their potential as a model for bioprocessing biomass. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 94, pp.323–338.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G., 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72, pp.355–362.
- Baldrian, P., 2008. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*, Elsevier. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0275028708800045> [Accessed May 5, 2015].
- Baldrian, P., 2006. Fungal laccases-occurrence and properties. *FEMS Microbiology Reviews*, 30, pp.215–242.
- Baldrian, P., 2009. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant, Soil and Environment*, 55(9), pp.370–378.
- Baldrian, P. & Valášková, V., 2008. Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiology Reviews*, 32(3), pp.501–521.
- Bao, W. et al., 1994. Oxidative degradation of non-phenolic lignin during lipid peroxidation by fungal manganese peroxidase. *FEBS letters*, 354(3), pp.297–300.
- Bässler, C. et al., 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology*, 98, pp.822–832.
- Blanchette, R. et al., 2004. Wood-Destroying Soft Rot Fungi in the Historic Expedition Huts of Antarctica. *Antarctica*, 70(3), pp.1328–1335.

- Blanchette, R.A., 1991. Delignification by wood-decay fungi. *Annual review of phytopathology*, 29(1), pp.381–403.
- Boddy, L., 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins*, 49(49), pp.43–56. Available at: <http://www.jstor.org/stable/20113263>.
- Boddy, L., 2000. Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes. *FEMS Microbiology Ecology*, 31, pp.185–194.
- Boddy, L., 1999. Saprotrophic cord-forming fungi: meeting the challenge of heterogeneous environments. *Mycological Society of America*, 91(1), pp.13–32.
- Boddy, L. & Heilmann-Clausen, J., 2008. Basidiomycete Community Development in Temperate Angiosperm Wood. In L. Boddy, J. C. Frankland, & P. van West, eds. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier Ltd, pp. 211–237.
- Breznak, J.A., 2000. Ecology of prokaryotic microbes in the guts of wood-and litter-feeding termites. In *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, pp. 209–231.
- Van Den Brink, J. & De Vries, R.P., 2011. Fungal enzyme sets for plant polysaccharide degradation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 91(6), pp.1477–1492.
- Caffall, K.H. & Mohnen, D., 2009. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydrate Research*, 344(14), pp.1879–1900. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.carres.2009.05.021>.
- Campbell, M.M. & Sederoff, R.R., 1996. Variation in Lignin Content and Composition. *Plant p*, 110(1 996), pp.3–13.
- Claus, H., 2004. Laccases: Structure, reactions, distribution. *Micron*, 35, pp.93–96.
- Demanèche, S. et al., 2001. Laboratory-Scale Evidence for Lightning-Mediated Gene Transfer in Soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(8), pp.3440–3444.
- Dickie, I. a. et al., 2012. Do assembly history effects attenuate from species to ecosystem properties? A field test with wood-inhabiting fungi. *Ecology Letters*, 15, pp.133–141.
- Dillon, R.J. & Dillon, V.M., 2004. The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. *Annual review of entomology*, 49, pp.71–92.
- Eastwood, D.C. et al., 2011. The plant cell wall-decomposing machinery underlies the functional diversity of forest fungi. *Science (New York, N.Y.)*, 333(6043), pp.762–765.
- Fengel, D. & Wegener, G., 1983. *Wood: chemistry, ultrastructure, reactions*, Walter de Gruyter.
- Floudas, D. et al., 2012. The Paleozoic Origin of Enzymatic Lignin Decomposition Reconstructed from 31 Fungal Genomes. *Science*, 336, pp.1715–1719.

- Folman, L.B. et al., 2008. Impact of white-rot fungi on numbers and community composition of bacteria colonizing beech wood from forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 63(2), pp.181–191.
- Frankland, J.C., 1992. Mechanisms in fungal succession. In *The Fungal Community: its organization and role in the ecosystem*. Marcel Dekker, New York, pp. 383–401.
- Fukami, T. et al., 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters*, 13, pp.675–684.
- Hallenberg, N. & Küffer, N., 2001. Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany*, 21(4), pp.431–436.
- Harmon, M.E. et al., 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, pp.133–302.
- Harris, P. V. et al., 2010. Stimulation of lignocellulosic biomass hydrolysis by proteins of glycoside hydrolase family 61: Structure and function of a large, enigmatic family. *Biochemistry*, 49, pp.3305–3316.
- Hatakka, a & Hammel, K., 2010. Fungal biodegradation of lignocelluloses. *Industrial Applications*, pp.319–2340. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-11458-8_15.
- Heilmann-Clausen, J. et al., 2014. Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe - reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography*, (September 2008), pp.2269–2282.
- Heilmann-Clausen, J. & Boddy, L., 2005. Inhibition and stimulation effects in communities of wood decay fungi: Exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology*, 49(1), pp.399–406.
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M., 2003. Fungal diversity on decaying beech logs—implications for sustainable forestry. *Biodiversity & Conservation*, pp.953–973. Available at: <http://link.springer.com/article/10.1023/A:1022825809503>.
- Chen, C. et al., 2000. Cell-specific and conditional expression of caffeoyl-coenzyme A-3-O-methyltransferase in poplar. *Plant physiology*, 123(3), pp.853–867.
- Christensen, M. et al., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210(1-3), pp.267–282.
- Jayani, R.S., Saxena, S. & Gupta, R., 2005. Microbial pectinolytic enzymes: A review. *Process Biochemistry*, 40, pp.2931–2944.
- Jensen, K. a. et al., 1996. Manganese-dependent cleavage of nonphenolic lignin structures by *Ceriporiopsis subvermispora* in the absence of lignin peroxidase. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(10), pp.3679–3686.

- Jensen, K. a. et al., 2001. Pathways for Extracellular Fenton Chemistry in the Brown Rot Basidiomycete *Gloeophyllum trabeum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(6), pp.2705–2711.
- Jonsson, B.G., 2012. Population dynamics and evolutionary strategies. In *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, pp. 338–355.
- Jonsson, B.G. & Stokland, J.N., 2012. The Surrounding Environment. In *Biodiversity in Dead Wood*. pp. 194–217.
- Jönsson, M.T., Edman, M. & Jonsson, B.G., 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Ecology*, 96, pp.1065–1075.
- Kirk, T.K. et al., 1987. Enzymatic “ Combustion ”: the Microbial Degradation of. *Annual review of microbiology*, 41, pp.465–505.
- Kirk, T.K. & Cullen, D.A.N., 1998. Enzymology and Molecular Genetics of Wood Degradation by White-Rot Fungi. In R. A. Young & M. Akhtar, eds. *Environmentally Friendly Technologies for the Pulp and Paper Industry*. JOHN WILEY & SONS, INC., pp. 273–307.
- Kolpak, F.J. & Blackwell, J., 1976. Determination of the structure of cellulose II. *Macromolecules*, 9(2), pp.273–278.
- Langston, J. a. et al., 2011. Oxidoreductive cellulose depolymerization by the enzymes cellobiose dehydrogenase and glycoside hydrolase 61. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(19), pp.7007–7015.
- Leonowicz, a et al., 1999. Biodegradation of lignin by white rot fungi. *Fungal genetics and biology : FG & B*, 27, pp.175–185.
- Liers, C. et al., 2011. Patterns of lignin degradation and oxidative enzyme secretion by different wood- and litter-colonizing basidiomycetes and ascomycetes grown on beech-wood. *FEMS Microbiology Ecology*, 78, pp.91–102.
- Lindahl, B. et al., 1999. Translocation of ³²P between interacting mycelia of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist*, 144, pp.183–193.
- Lindahl, B.D. & Finlay, R.D., 2006. Activities of chitinolytic enzymes during primary and secondary colonization of wood by basidiomycetous fungi. *New Phytologist*, 169(2), pp.389–397.
- Lindner, D.L. et al., 2011. Initial fungal colonizer affects mass loss and fungal community development in *Picea abies* logs 6yr after inoculation. *Fungal Ecology*, 4, pp.449–460.
- Lombard, V. et al., 2014. The carbohydrate-active enzymes database (CAZy) in 2013. *Nucleic Acids Research*, 42(November 2013), pp.490–495.

- Magan, N., 2008. Ecophysiology: Impact of Environment on Growth, Synthesis of Compatible Solutes and Enzymes Production. In L. Boddy, J. C. Frankland, & P. van West, eds. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier Ltd, pp. 63–78.
- Martínez, A.T., 2002. Molecular biology and structure-function of lignin- degrading heme peroxidases. *Enzyme and Microbial Technology*, 30, pp.425–444. Available at: <Go to ISI>://000175283000002.
- Martínez, Á.T. et al., 2005. Biodegradation of lignocellulosics: Microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. In *International Microbiology*. pp. 195–204.
- Martinez, D. et al., 2004. Genome sequence of the lignocellulose degrading fungus *Phanerochaete chrysosporium* strain RP78. *Nature biotechnology*, 22(6), pp.695–700.
- Martinez, D. et al., 2009. Genome, transcriptome, and secretome analysis of wood decay fungus *Postia placenta* supports unique mechanisms of lignocellulose conversion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), pp.1954–1959.
- Martínez, M.J. et al., 1996. Purification and catalytic properties of two manganese peroxidase isoenzymes from *Pleurotus eryngii*. *European journal of biochemistry / FEBS*, 237, pp.424–432.
- Mellerowicz, E.J. et al., 2001. Unravelling cell wall formation in the woody dicot stem. *Plant Molecular Biology*, 47, pp.239–274.
- Mellerowicz, E.J. & Sundberg, B., 2008. Wood cell walls: biosynthesis, developmental dynamics and their implications for wood properties. *Current Opinion in Plant Biology*, 11, pp.293–300.
- Næsset, E., 1999. Relationship between relative wood density of *Picea abies* logs and simple classification systems of decayed coarse woody debris. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14(5), pp.454–461.
- Nilsson, T. & Daniel, G., 1989. Chemistry and Microscopy of Wood Decay by Some Higher Ascomycetes. *Holzforschung*, 43(1), pp.11–18.
- Nordén, B. et al., 2004. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation*, 117, pp.1–10.
- Ohm, R. a. et al., 2014. Genomics of wood-degrading fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 72, pp.82–90. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2014.05.001>.
- Ottosson, E. et al., 2014. Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, 11, pp.17–28. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1754504814000415>.

- Ovaskainen, O. et al., 2013. Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME journal*, 7, pp.1696–709. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23575372>.
- Pérez, J. et al., 2002. Biodegradation and biological treatments of cellulose, hemicellulose and lignin: An overview. *International Microbiology*, 5, pp.53–63.
- Quinlan, R.J. et al., 2011. Insights into the oxidative degradation of cellulose by a copper metalloenzyme that exploits biomass components. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(37), pp.15079–15084.
- Rajala, T. et al., 2012. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 81, pp.494–505.
- Rajala, T. et al., 2011. RNA reveals a succession of active fungi during the decay of Norway spruce logs. *Fungal Ecology*, 4(0), pp.437–448.
- Rayner, A.D. & Todd, N.K., 1979. Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. *Advances in Botanical Research*, 7.
- *Rayner, A.D.M. & Webber, J.F., 1984. Interspecific mycelial interactions--an overview. *Symposium series-British Mycological Society*.
- Rayner, A.M. & Boddy, L., 1988. *Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology*, John Wiley & Sons Ltd.
- Ridley, B.L., Neill, M.A.O. & Mohnen, D., 2001. Pectins: structure, biosynthesis, and oligogalacturonide-related signaling. *Phytochemistry*, 57(57), pp.929–967.
- Riley, R. et al., 2014. Correction for Riley et al., Extensive sampling of basidiomycete genomes demonstrates inadequacy of the white-rot/brown-rot paradigm for wood decay fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(41), pp.14959–14959. Available at: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1418116111>.
- Ruiz-Dueñas, F.J. & Martínez, Á.T., 2009. Microbial degradation of lignin: How a bulky recalcitrant polymer is efficiently recycled in nature and how we can take advantage of this. *Microbial Biotechnology*, 2, pp.164–177.
- Ruiz-Dueñas, F.J., Martínez, M.J. & Martínez, A.T., 1999. Molecular characterization of a novel peroxidase isolated from the ligninolytic fungus *Pleurotus eryngii*. *Molecular Microbiology*, 31, pp.223–235.
- Rytioja, J. et al., 2014. Plant-Polysaccharide-Degrading Enzymes from Basidiomycetes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 78(4), pp.614–649. Available at: <http://mmbr.asm.org/lookup/doi/10.1128/MMBR.00035-14>.
- Sharma, P., Goel, R. & Capalash, N., 2007. Bacterial laccases. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23, pp.823–832.

- Scheller, H.V. & Ulvskov, P., 2010. Hemicelluloses. *Annual review of plant biology*, 61, pp.263–289.
- Schmidt, O., 2006. *Wood and Tree Fungi : Biology, Damage, Protection, and Use*, Springer.
- Schwarze, F.W., Engels, J. & Claus, M., 2000. *Fungal strategies of wood decay in trees.*, Springer Science & Business Media.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organism: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49(49), pp.11–41.
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T. & Renvall, P., 2001. Effects of Selective Logging on Coarse Woody Debris and Diversity of Wood-Decaying Polypores in Eastern Finland Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. *Ecological Bulletins*, (49), pp.243–254. Available at: <http://www.jstor.org/stable/20113280>.
- Sjöström, E., 1993. *Wood chemistry: fundamentals and applications*, Elsevier.
- Speight, M.C.D., 1989. *Saproxylic invertebrates and their Conservation*, Council of Europe Strasbourg.
- Stenlid, J., Penttilä, R. & Dahlberg, A., 2008. Wood-decay basiomycetes in boreal forests: distribution and community development. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West, eds. *Ecology of Saproxylic Basiomycetes*. Elsevier Ltd, pp. 239–262.
- Stokland, J.N., 2012. Wood decomposition. In *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, pp. 10–28.
- Stokland, J.N. & Siitonen, J., 2012. Mortality factors and decay succession. In *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, pp. 110–150.
- Stokland, J.N., Tomter, S.M. & Söderberg, U., 2005. Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring: Experiences from Scandinavia. In M. Marchetti, ed. *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe: from ideas to operationality*. European Forest Institute, pp. 207–226.
- Sygmund, C. et al., 2012. Characterization of the two *Neurospora crassa* cellobiose dehydrogenases and their connection to oxidative cellulose degradation. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(17), pp.6161–6171.
- Šnajdr, J. et al., 2010. Transformation of ¹⁴C-labelled lignin and humic substances in forest soil by the saprobic basidiomycetes *Gymnopus erythropus* and *Hypholoma fasciculare*. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, pp.1541–1548.
- Thies, J.E., 2015. Molecular Approaches to Studying Soil Biota. In E. A. Paul, ed. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier Inc., pp. 151–186.
- Tien, M. & Kirk, T.K., 1983. Lignin-Degrading Enzyme from the Hymenomycete *Phanerochaete chrysosporium* Burds. *Science (New York, N.Y.)*, 221(4611), pp.661–663.

- Toljander, Y.K. et al., 2006. Environmental fluctuations facilitate species co-existence and increase decomposition in communities of wood decay fungi. *Oecologia*, 148, pp.625–631.
- Valášková, V. et al., 2009. Phylogenetic composition and properties of bacteria coexisting with the fungus *Hypholoma fasciculare* in decaying wood. *The ISME journal*, 3, pp.1218–1221.
- Vries, R.P. De & Visser, J., 2001. Aspergillus Enzymes Involved in Degradation of Plant Cell Wall Polysaccharides Aspergillus Enzymes Involved in Degradation of Plant Cell Wall Polysaccharides. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 65(4), pp.497–522.
- Wheatley, R.E., 2002. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology*, 81, pp.357–364.
- Whetten, R. & Sederoff, R., 1995. Lignin Biosynthesis. *The Plant cell*, 7(July), pp.1001–1013.
- Worrall, J.J., Anagnost, S.E. & Zabel, R. a, 1997. Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi. *Mycologia*, 89(2), pp.199–219. Available at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0030899633&partnerID=40&md5=cb1f1a3d6faca19be5222059a4cdb0c1>.
- Worrall, J.J. & Wang, C.J.K., 1991. Importance and mobilization of nutrients in soft rot of wood. *Canadian Journal of Microbiology*, 37(11), pp.864–868.
- Yamashita, S., Hattori, T. & Abe, H., 2010. Host preference and species richness of wood-inhabiting aphyllophoraceous fungi in a cool temperate area of Japan. *Mycologia*, 102(1), pp.11–19.